ÉTUDE DE LA RAMIFICATION DU TRONC CHEZ QUELQUES FOUGÈRES ARBORESCENTES[1]

Francis HALLÉ

Laboratoire de Botanique
du Centre ORSTOM, Abidjan (Côte-d'Ivoire)

SUMMARY : A descriptive and experimental study of the lateral branching of the trunk in some tree-ferns, specially of Tropical West Africa.

Tree-ferns seem to be separated naturally in two architectural groups :

a. — Tree-ferns without lateral branching, or with a very poor one, and thus without vegetative reproduction. The unstable trunk is unable to grow high. Tree-ferns of this first group stay short.

b. — Tree-ferns with, at the trunk-base, lateral branches serving together as runners and as stilts. Intensive vegetative reproduction. The stabilized trunk can reach a very great highness.

Experimentations have demonstrated that, in *Cyathea manniana* Hooker, the greatest tree-fern of West Africa, the morphological differenciation of the runners (e.g. positive geotropism, reduction of the fronds) is controled by functionnal fronds of the main trunk.

A. — INTRODUCTION - HISTORIQUE

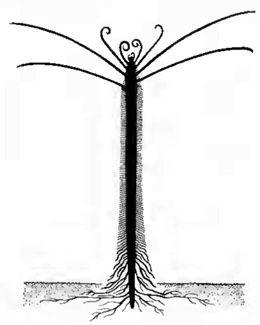
Les fougères arborescentes (Cyatheacées et Dicksoniacées) sont considérées généralement comme des arbres monocaules typiques, c'est-à-dire comme des arbres dont l'appareil végétatif aérien se compose d'un seul axe, édifié par un seul méristème. Plus ou moins implicitement, l'absence de ramification est tenue pour caractéristique de la morphologie de ces plantes par MASSART (1923), CHRISTENSEN (1938), CAMPBELL (1940), COPELAND (1947), DEGENER (1945), CORNER (1949), TARDIEU-BLOT (1953), ALSTON (1959), HOLTTUM (1961), GUINOCHET (1965)...

La structure d'une fougère arborescente, telle que la conçoivent ces auteurs, est clairement indiquée dans la figure 1, due à TROLL (1952) : le tronc est unique, dépourvu de toute ramification latérale, et entièrement recouvert d'un manchon de racines adventives. La stabilisation de l'arbre en position verticale est assurée par un épaississement considérable de ce manchon radiculaire autour de la partie basale du tronc.

Pour plusieurs espèces de fougères arborescentes, le schéma de TROLL correspond à la réalité; nous en donnerons plus loin des exemples. Chez d'autres espèces, par contre, l'architecture végétative est rendue

1. Ce travail, effectué sous la direction de M. le professeur G. MANGENOT, a constitué la « Deuxième Thèse », annexe de la Thèse de Doctorat soutenue le 25 février 1966 devant le jury de la Faculté des Sciences de l'Université d'Abidjan.

beaucoup plus complexe par la présence de ramifications du tronc. Ces ramifications, qui ont déjà été signalées depuis longtemps par quelques auteurs, peuvent être de deux types différents :



1. Schéma d'une fougère arborescente d'après TROLL (1952).

1. Des axes à croissance verticale, morphologiquement identiques au tronc émetteur, et donnant à l'arbre un port en candélabre caractéristique. SCHOUTE (1906, 1914) a décrit et figuré de telles ramifications chez deux Cyatheacées de Malaisie, *Hemitelia crenulata* Mett. et *Cyathea contaminans* (Wall. ex Hook.) Cop. Il note que ces ramifications sont exceptionnelles, et qu'elles sont probablement d'origine traumatique. HOLTTUM (1963) donne également une figure de ces ramifications atypiques chez *C. contaminans*, la plus belle des fougères arborescentes malaises. DOBBIE (1929) fait des constatations analogues dans les forêts de fougères arborescentes, en Nouvelle-Zélande.

2. Des axes à croissance horizontale souterraine, et à frondes réduites, issus de la partie basale du tronc. TROLL (1952) donne une figure de ces pousses latérales différenciées. EAMES (1936) attire l'attention sur le rôle que ces axes latéraux peuvent jouer dans la multiplication végétative de ces plantes : « chez quelques espèces de Cyatheacées, des tiges semblables à des stolons (runner-like) se forment à la base du tronc et redonnent de nouveaux troncs à leur extrêmité ». ALLAN (1961) note ce même mode de multiplication végétative chez une Dicksoniacée

de Nouvelle Zélande, *Dicksonia squarrosa*. Il donne de cette espèce la description suivante : « Rhizomes s'allongeant d'un mètre ou plus à partir d'une souche principale, et donnant naissance à des troncs dressés secondaires formant souvent un bosquet. » DOBBIE (1963) donne une figure relative aux « stolons » de cette même espèce, nommée Wheki en Nouvelle-Zélande.

Récemment, ESPAGNAC (1963) a précisé la position des bourgeons latéraux chez l'espèce africaine *Cyathea manniana* Hooker : ces bourgeons sont situés au dos de la partie décurrente du pétiole de la fronde; ce sont donc des bourgeons hypophylles.

Le présent travail est une étude descriptive et expérimentale de la ramification du tronc chez les Cyatheacées, principalement à partir de deux exemples africains, *Cyathea camerooniana* Hooker, et *Cyathea manniana* Hooker. Cette étude montrera l'influence manifeste de la structure morphologique sur la biologie de ces plantes; elle montrera aussi que la systématique des Cyatheacées, actuellement si confuse, devrait être refaite sur des bases plus larges que la seule observation des appareils sexuels.

B. — LA RAMIFICATION DU TRONC CHEZ *CYATHEA CAMEROONIANA* HOOKER

1. — ÉTUDE DESCRIPTIVE DES AXES LATÉRAUX

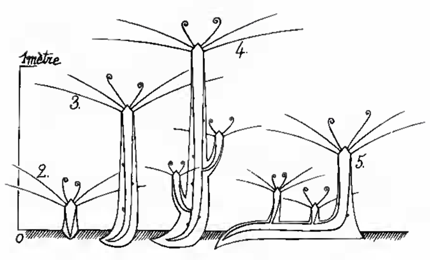
Cyathea camerooniana est une fougère arborescente de taille modeste, qui pousse le long des cours d'eau en forêt, depuis la Guinée jusqu'au Gabon [1]. Nos observations ont été faites dans la haute vallée du Banco, près d'Abidjan (Côte d'Ivoire), où l'espèce est abondante.

Les figures 2 à 5 représentent une population de *Cyathea camerooniana*, avec les principaux stades de la croissance. Dès les stades jeunes (2 et 3), des bourgeons latéraux hypophylles sont présents à divers niveaux du tronc, mais ils ne se développent pas et restent cachés dans le manchon de racines adventives : la plante possède alors la structure monocaule indiquée par TROLL (fig. 1).

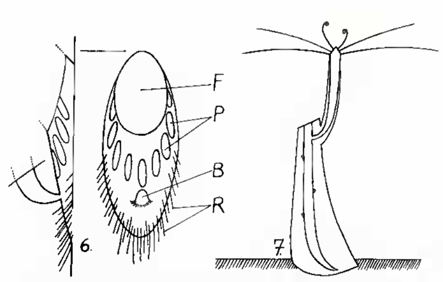
Au stade 4, où le tronc a une hauteur d'environ 1 mètre, quelques bourgeons hypophylles se développent et traversent le manchon radiculaire; les axes latéraux ainsi formés portent à leur extrémité des frondes de dimensions réduites, mais parfaitement fonctionnelles en ce qui concerne l'activité de photosynthèse.

La hauteur habituelle du tronc chez les individus adultes de *Cyathea camerooniana* est d'environ 1 mètre (fig. 4). A ce stade, la stabilisation du tronc en position verticale est assez précaire, car elle est assurée uniquement par les racines adventives qui constituent un socle posé sur le sol gravillonnaire du lit du ruisseau. Lorsque le tronc dépasse

1. En ce qui concerne la description détaillée de *C. camerooniana*, nous renvoyons le lecteur aux travaux de M. L. TARDIEU-BLOT (1953, 1964) et de A. G. H. ALSTON (1959). Idem pour *C. manniana* (voir plus loin).



Une population de *Cyathea camerooniana* Hooer. **2** à **5**.



Cyathea camerooniana Hooker : **6,** Mode d'insertion d'un bourgeon hypophylle B au dos de la partie basale d'un pétiole. F : cicatrice laissée par la chute du limbe foliaire. P : « pneumatophores », cryptes ressemblant à des lenticelles. R : racines adventives;elles sont émises préférentiellement par la bordure inférieure de chaque brèche foliaire. (Herbier de référence : F. Hallé n° 1179, forêt de Banco, Côte d'Ivoire — Herbier du Centre Orstom d'Abidjan). — **7,** Levée de l'inhibition d'un bourgeon latéral à la suite d'une décapitation du tronc.

1 mètre de hauteur, il s'affaisse (fig. 5) : le méristème apical se redresse et reprend une croissance verticale; quelques méristèmes latéraux font de même.

Nous avons observé des individus exceptionnels présentant un tronc de 1,50 mètre ou 2 mètres de longueur, mais ils étaient toujours partiellement affaisés sur le sol.

La figure 6 montre l'émission d'une ramification latérale à partir de la région basale d'une fronde. Certaines frondes seulement sont porteuses de bourgeons hypophylles et, chez *Cyathea camerooniana*, nous n'avons pas pu mettre en évidence de localisation particulière pour les frondes « porteuses » : les bourgeons hypophylles sont disséminés de façon régulière de haut en bas du tronc.

2. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE

Des décapitations ont été pratiquées sur des pieds de *Cyathea camerooniana* à divers stades de leur croissance (fig. 7). Dans ce cas, un bourgeon hypophylle se développe et régénère une nouvelle cime feuillée. Des corrélations d'inhibition existent donc entre la partie apicale du tronc et les méristèmes latéraux; elles seront étudiées de façon plus détaillée chez *C. manniana*.

3. — REPRODUCTION VÉGÉTATIVE ET REPRODUCTION SÉXUÉE

La présence de bourgeons hypophylles sur le tronc donne à la plante quelques possibilités de reproduction végétative : lorsqu'un tronc s'affaisse par suite de l'insuffisance de la stabilisation radiculaire, plusieurs bourgeons latéraux se développent qui donneront ensuite, après disparition du tronc initial, plusieurs individus indépendants. Ce mode original de reproduction végétative a déjà été signalé par Richards (1952) pour divers arbres de la rain-forest marécageuse : *Grewia*, *Dimorphandra* et *Cyrilla*.

Si la reproduction végétative existe, elle est malgré tout très peu fréquente chez *Cyathea camerooniana*. Par contre, cette plante se reproduit facilement par voie sexuelle, et, dans sa station naturelle, les plantules sont excessivement abondantes, formant des « semis » denses le long des fossés et des berges.

4. — RÉPARTITION DE CE PREMIER TYPE DE STRUCTURE PARMI LES FOUGÈRES ARBORESCENTES

Des structures identiques à celles de *Cyathea camerooniana*, ou n'en différant que par de menus détails, sont probablement très fréquentes chez les fougères arborescentes.

Cependant, nous n'en pourrons citer que très peu d'exemples, car les ptéridologues se sont attachés plus volontiers à décrire la lobation de la fronde et l'agencement des organes sexuels, qu'à décrire la morphologie d'ensemble des fougères qu'ils étudiaient.

a) Chez les Dicksoniacées :

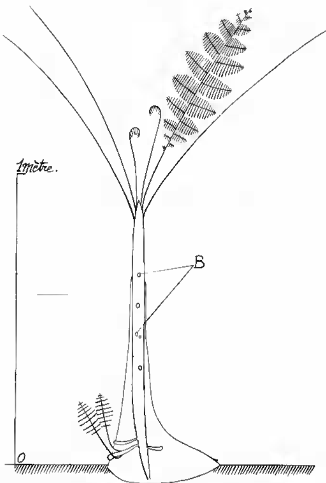
— *Dicksonia lanata* : décrit avec précision par Allan, Flora of New Zealand (1961).

— *Dicksonia fibrosa:* idem.

— *Cibolium glaucum:* espèce hawaïenne, décrite et figurée par Degener (1945).

b) Chez les Cyatheacées :

— *Cyathea boninsimensis:* espèce japonaise, figurée dans Troll (1952).



Cyathea sp. : 8, Fougère indéterminée de la forêt de Guyane. Schéma dû à R. Oldeman. B : bourgeons latéraux. (Herbier de référence : R. Oldeman, n° 1674, rivière Tonégrande Guyane-Herbier du Centre Orstom et Herbier du Muséum de Paris).

— *Cyathea* sp.: espèce malaise, décrite et figurée par Holttum (1961).

— *Cyathea* sp. : espèce indéterminée de la forêt guyanaise (Oldeman, n° 1674) qui a la même morphologie et le même mode de vie que *C. camerooniana* (fig. 8).

En fait, il est probable que la majorité des fougères arborescentes sont construites sur ce modèle, qui est, nous l'avons vu, le modèle communément admis par la plupart des botanistes.

C. — LA RAMIFICATION DU TRONC CHEZ *CYATHEA MANNIANA* Hooker

Cyathea manniana, dont le tronc dépasse 12 mètres de hauteur, est la plus grande fougère arborescente d'Afrique. Son aire, très vaste, s'étend depuis la Guinée jusqu'en Éthiopie, en Rhodésie et en Angola. Elle pousse exclusivement dans les régions montagneuses, où elle peut former des peuplements purs assez étendus, plus particulièrement au fond des ravins. Nos observations ont été faites dans la forêt à *Parinari excelsa* du Mont Tonkouy, près de Man (Côte d'Ivoire), entre 900 et 1.100 mètres d'altitude. Ces observations ont été réunies dans une note récente (Hallé, 1965).

1. — ÉTUDE DESCRIPTIVE DES AXES LATÉRAUX

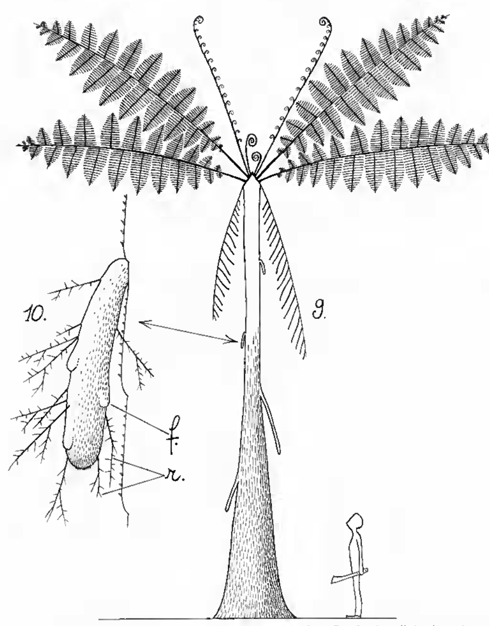
La figure 9 montre l'aspect général d'un pied de *Cyathea manniana* dans son milieu naturel. Dans la partie haute du tronc, on remarque de courtes ramifications latérales dirigées vers le sol. Plus bas, au niveau où les racines adventives deviennent nombreuses, l'une de ces ramifications a pris un grand développement et s'est accrue, toujours en direction du sol, de 80 cm. Son diamètre est d'environ 20 mm.

Il faut noter ici que ces ramifications issues des parties supérieures et moyennes du tronc n'ont qu'un développement limité et qu'elles n'atteindront jamais le sol : leurs méristèmes apicaux sont définitivement inhibés. Le mécanisme de cette inhibition sera étudié plus loin.

La figure 10 montre l'aspect extérieur d'une de ces ramifications latérales issues de la région moyenne du tronc. Parmi les racines adventives (*r*), on remarque de petites éminences qui, après enlèvement des écailles épidermiques, se révèlent être des ébauches de frondes (**f**). Les ramifications émises, à divers niveaux, par le tronc de *C. manniana* sont donc des *axes feuillés.*

a) Mode d'insertion des axes latéraux sur le tronc

La figure 11 montre que les axes latéraux ne sont pas émis en des points quelconques du tronc, mais uniquement au dos de la partie basale du pétiole de certaines frondes. Les « bourgeons hypophylles » (Espagnac, 1963), qui donnent naissance à ces axes latéraux, ont une



Cyathea manniana Hooker ; **9**, Hauteur du tronc : 8 m. Frondes jusqu'à 4 mètres de long. Herbier de référence : F. H. n° 1166, Mont-Tonkouy, Côte d'Ivoire. Herbier du Centre ORSTOM d'Abidjan. — **10**, Ramification latérale issue de la région moyenne du tronc. f : ébauches de frondes; r : racines adventives. D'après un dessin de N. HALLÉ Bélinga, Gabon. Herbier de référence : N.H., n° 3330, Muséum de Paris.

initiation précoce sur les frondes qui les portent puisqu'ils sont déjà visibles à courte distance du méristème apical du tronc, sur les bases pétiolaires des ébauches de frondes.

Le bourgeon hypophylle se développe d'abord vers le haut, puis très rapidement, le jeune axe latéral se renverse *vers le sol* (fig. 12). Cet axe latéral possède, à partir de cet instant, un *géotropisme positif.* L'observation des axes latéraux émis par un tronc incliné (fig. 16) confirme cette manière de voir. Nous reviendrons ultérieurement sur ce géotropisme positif qui constitue une des particularités les plus curieuses de la différenciation des axes latéraux de *C. manniana.*

b) Répartition des axes latéraux le long du tronc

Les bourgeons hypophylles ne sont pas répartis de façon homogène le long du tronc, mais suivant un gradient de densité fort net : tout se passe comme si le méristème apical perdait progressivement la faculté de produire des frondes porteuses de bourgeons hypophylles.

Au niveau du sol, presque toutes les frondes sont porteuses. Une même base pétiolaire peut même, à ce niveau, porter trois ou quatre bourgeons (fig. 13).

Vers 1 à 2 m de hauteur, le bourgeonnement hypophylle devient moins intense : à ce niveau, on trouve par exemple 4 % de frondes porteuses, ce qui correspond à un écartement moyen d'environ 25 cm entre deux bourgeons successifs. Enfin, chez les troncs de 6 à 12 m de hauteur, l'apparition d'une fronde à bourgeon hypophylle est un phénomène rare : une fronde sur 300 est porteuse en moyenne, d'où un écartement moyen d'environ 3 m entre deux bourgeons successifs.

c) Anatomie des axes latéraux

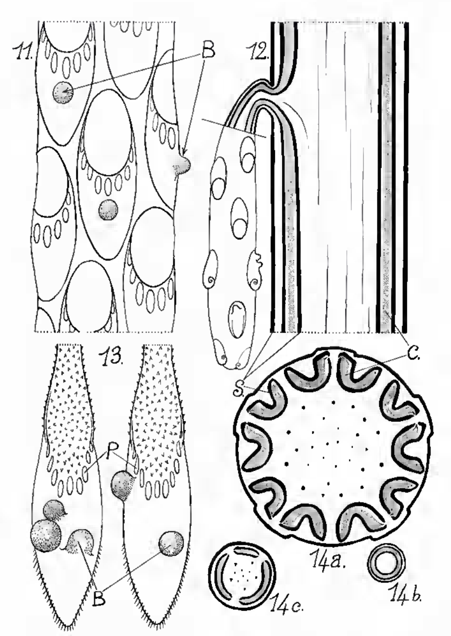
La figure 12 montre, en coupe longitudinale, l'insertion d'un axe latéral sur le tronc et le raccordement des vascularisations.

L'anatomie de l'axe latéral (Pl. 6, fig. 14 *c*) est fondamentalement identique à celle du tronc (fig. 14 *a*). Il s'agit dans les deux cas d'une dictyostèle à symétrie radiale. La seule différence importante réside dans le fait que les brèches foliaires de l'axe latéral sont de simples perforations de la siphonostèle, tandis que les brèches foliaires du tronc, beaucoup plus grandes et complexes, sont ouvertes au sommet d'un réseau de crêtes longitudinales, ce qui donne aux méristèles, en coupe transversale, leur allure caractéristique.

Dans sa partie basale, avant l'émission de sa première fronde, l'axe latéral a une anatomie siphonostélique typique (fig. 4 *b*).

d) Phyllotaxie des axes latéraux

Les ébauches de frondes portées par les axes latéraux sont disposées sur trois parastiques, suivant une phyllotaxie spirale d'indice $\frac{3}{8}$. La phyllotaxie du tronc est beaucoup plus dense (voir plus loin).



C. manniana: **11**, Position des bourgeons hypophylles B. — **12**, insertion d'un axe latéral sur le tronc. Noter le bourgeonnement hypophylle sur certaines frondes de l'axe latéral. — **13**, Au niveau du sol les bases pétiolaires peuvent porter 2 ou 3 bourgeons hypophylles (B)). P : pneumatophores. — **14**, Anatomie de *C. manniana:* **a**, coupe transversale du tronc; diamètre : 10 cm; **b**, coupe transversale de la base de l'axe latéral, sous l'émission de la première fronde; diamètre : 10 mm; **c**, coupe transversale à un niveau quelconque de l'axe latéral; diamètre : 25 mm. C : tissus conducteurs; S : tissus de soutien.

e) Transformation des axes latéraux en stolons

C'est dans la partie basale du tronc que les axes latéraux prennent leur développement maximum. A ce niveau, il devient nécessaire, pour les suivre, de disséquer le manchon de racines adventives dans lequel ils sont enfouis. On voit alors (fig. 15) qu'ils ont un angle d'émergence qui rappelle celui des « échasses » de *Pandanus* ou d'*Iriartea*. Ils assurent la stabilisation du tronc dans sa position verticale, les racines étant trop souples et trop courtes pour donner à l'arbre, à elles seules, une assise suffisante.

Arrivés au niveau du sol, les axes latéraux s'enfoncent d'une dizaine de centimètres, puis, abandonnant la croissance verticale, ils rampent horizontalement en s'écartant du pied de l'arbre qui leur a donné naissance, constituant ainsi de véritables stolons. La phase de croissance horizontale souterraine ne semble pas correspondre à une disparition du géotropisme positif; elle semble liée plutôt à des causes externes, peut-être le besoin d'oxygène. En effet, l'observation d'un pied de *Cyathea* installé sur un bloc rocheux (fig. 17) montre qu'un stolon de longueur importante (environ un mètre) conserve son géotropisme positif.

Nous avons mesuré la vitesse de croissance des stolons dans leur parcours souterrain; elle est d'environ 25 mm par mois.

f) Dédifférenciation apicale des stolons, et retour a la morphologie du tronc

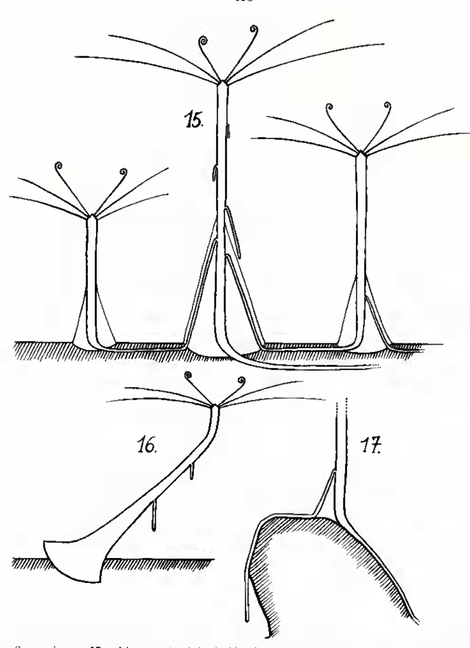
Après un cheminement souterrain de un à deux mètres, au cours duquel il peut d'ailleurs se ramifier par bourgeonnement hypophylle, le stolon subit plusieurs modifications importantes : son diamètre augmente progressivement de 20 à 50 mm; ses frondes prennent un développement de plus en plus complet; de nombreux stolons-fils apparaissent à la base des pétioles foliaires; enfin l'extrémité du stolon se redresse et perce la surface du sol : un nouveau *Cyathea* sort de terre; il se trouve d'emblée stabilisé par les stolons-fils issus de la zone de courbure.

Par la suite, le nouveau tronc acquiert rapidement un diamètre définitif de 8 à 10 cm, et le nombre des parastiques foliaires augmente : un même tronc peut présenter trois parastiques au niveau du sol, 5 à 2 m de hauteur, et 7 ou 8 à 10 m de hauteur.

Les stolons de *C. manniana* assurent une reproduction végétative extrêmement efficace; la figure 18 donne le plan des communications souterraines qui unissent un individu initial I_1, issu lui-même de la dédifférenciation apicale d'un stolon, avec quatre individus-fils I_2. Ce plan ne représente qu'une faible partie du clône, car les individus I_2 ont déjà donné naissance à des individus I_3, I_4, etc...

2. — REPRODUCTION VÉGÉTATIVE ET REPRODUCTION SEXUÉE

Si *Cyathea manniana* possède un mode de reproduction végétative particulièrement efficace, sa reproduction par voie sexuelle est, par



C. manniana : **15**, schéma montrant le double rôle des axes latéraux, qui servent à la fois d'échasses et de stolons. — **16**, les axes latéraux émis par un tronc incliné manifestent clairement leur géotropisme positif. — **17**, la plante étant installée sur un rocher, on voit que les stolons conservent leur géotropisme positif, même lorsqu'ils ont atteint une grande longueur.

contre, un phénomène fort rare. Nous avons visité, dans le Massif des Dans (Côte d'Ivoire), plusieurs peuplements de cette espèce comportant chacun plusieurs centaines de pieds; mais nous n'avons jamais pu observer une seule plantule, malgré que la sporulation soit abondante toute l'année.

Les essais de germination de spores *in vitro* ne nous ont jamais donné de résultats. Les spores sont-elles stériles? L'existence de *C. manniana* dans toute l'Afrique tropicale, sous forme de populations isolées dans les différents massifs montagneux, empêche d'admettre l'hypothèse d'une stérilité totale. Peut-être existe-t-il un très faible pourcentage de spores fertiles? Une étude cytologique permettrait sans doute de répondre à cette question. D'après M. L. Tardieu-Blot (inéd.) l'examen microscopique des spores montre, chez la plupart des espèces du genre *Cyathea*, un fort pourcentage de spores difformes, sans doute stériles.

Notons ici le curieux contraste qui existe entre la reproduction de *C. manniana*, qui se fait presque exclusivement par voie végétative et celle de *C. camerooniana*, presque exclusivement sexuelle.

3. — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DES AXES LATÉRAUX

L'architecture végétative de *C. manniana* pose plusieurs problèmes dont la solution ne peut être approchée que par l'expérimentation. Parmi ces problèmes, nous nous sommes attachés à en étudier deux, qui sont d'ailleurs intimement liés l'un à l'autre :

— le problème de la *différenciation* morphologique des axes latéraux par rapport au tronc.

— le problème de l'*inhibition* de la croissance des axes latéraux de la partie supérieure du tronc.

a) La différenciation morphologique des axes latéraux par rapport au tronc :

Nous avons vu que le développement d'un bourgeon hypophylle donne naissance, chez *C. manniana*, à un axe qui est morphologiquement différent du tronc qui le porte. Cette différenciation se marque principalement par :

— l'existence d'un géotropisme positif chez les axes latéraux;

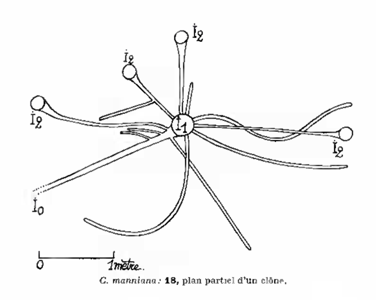
— le blocage du développement des frondes.

Puisque cette différenciation cesse spontanément lorsque le méristème édificateur du stolon se trouve à une distance suffisante de l'axe feuillé principal, nous pouvons supposer que cet axe feuillé principal, ou l'une de ses parties, est responsable de la différenciation morphologique des axes latéraux.

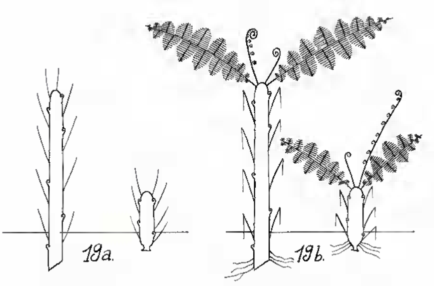
Bouturage des axes latéraux.

Une expérience de bouturage nous a permis de vérifier cette hypothèse :

Des axes latéraux sont prélevés à différents niveaux du tronc et



C. manniana : **18,** plan partiel d'un clône.



C. manniana, expérience de bouturage des axes latéraux : **19 a,** mise en place de l'expérience; **19 b,** résultat après 72 jours.

utilisés en « boutures de tête », avec le méristème apical *tourné vers le haut* (fig. 19 *a*). Quels que soit l'âge et le degré de développement de l'axe latéral utilisé, le résultat est constant :

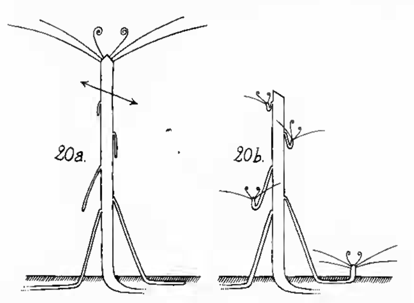
Le méristème apical, entrant en activité, différencie de nouvelles frondes à développement normal. Il n'y a aucun indice de renversement du méristème apical vers le sol : le géotropisme positif a disparu. Toutefois, il s'est conservé dans les racines, qui reprennent leur croissance en *direction du sol* (fig. 19 *b*).

Le bouturage de l'axe latéral a donc pour conséquence une dédifférenciation immédiate du méristème apical de cet axe, et un retour à la morphologie du tronc. Ce résultat est identique à celui qu'obtient Espagnac (1965) en bouturant l'extrémité du stolon aphylle de *Nephrolepis exaltata*. Chez les Angiospermes à stolons, ce même résultat est déjà classique.

L'existence de corrélations morphogénétiques entre les stolons et le tronc étant ainsi démontrée, il devient intéressant de déterminer si c'est le tronc *dans son ensemble*, ou *une de ses parties seulement*, qui est responsable de la différenciation des axes latéraux.

Décapitation du tronc.

La figure 20 montre le résultat d'une expérience de décapitation d'un tronc de *C. manniana*. Tous les axes latéraux, quels que soient leur



C. manniana, expérience de décapitation du tronc : **20 a**, mise en place de l'expérience; **20 b**, résultat (environ 5 mois).

niveau d'insertion au tronc et leur degré de développement. manifestent une dédifférenciation apicale :

— perte du géotropisme positif,

— formation de nouvelles frondes à grand développement.

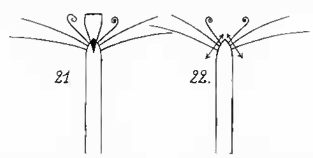
Cette expérience permet de conclure que la différenciation des axes latéraux en stolons est sous la dépendance de la partie supérieure du tronc. Des précisions supplémentaires ont été apportées par deux autres expériences [1].

Destruction du méristème apical du tronc.

Si l'on détruit le méristème apical du tronc en laissant intactes toutes les frondes développées, ainsi que les plus grosses ébauches de frondes (fig. 21), aucun des axes latéraux ne manifeste le moindre symptôme de reprise de croissance, ni de dédifférenciation apicale.

Défoliation totale du tronc.

Par contre, si on supprime toutes les frondes développées, ainsi que les plus grosses ébauches de frondes, en laissant intact le méristème



C. manniana: **21**, destruction du méristème apical du tronc, les frondes restant intactes. Pas de résultat. — **22**, destruction des frondes, le méristème apical restant intact. Résultat : comme la figure **20 b**.

apical (fig. 22), le résultat que l'on obtient est sensiblement le même que pour l'expérience de décapitation.

Conclusion.

Les frondes fonctionnelles de Cyathea manniana déterminent la dédifférenciation des méristèmes apicaux des axes latéraux (stolons).

Les corrélations morphogénétiques qui unissent ces deux groupes d'organes se trouvent abolies lorsque les méristèmes apicaux des stolons parviennent à une distance suffisante du tronc initial : l'existence d'un

1. Ces deux derniers essais ont été pratiqués sur un nombre trop faible d'individus (respectivement 2 et 4), et ils devront donc être refaits. En conséquence, c'est à titre provisoire, et sous toutes réserves, que leurs résultats sont indiqués ici.

tel « seuil » assure, de façon particulièrement efficace, la reproduction végétative de l'espèce.

Ces conclusions ne résolvent pas le problème du mécanisme intime de la différenciation des stolons. Nous ne savons pas *sur quel organe* ou ébauche d'organe agissent les frondes fonctionnelles du tronc, ni *de quelle manière* elles agissent; nous ne pouvons, pour l'instant, que poser le problème.

b) L'INHIBITION DE LA CROISSANCE DES AXES LATÉRAUX DE LA PARTIE SUPÉRIEURE DU TRONC :

Ce problème est intimement lié au précédent, au point qu'il serait peut-être préférable de ne pas l'en séparer.

La figure 15 montre que les axes latéraux sont d'autant plus longs qu'ils sont situés à un niveau plus bas sur le tronc. Cela n'est pas dû au fait que les axes latéraux les plus inférieurs sont aussi les plus anciens; en effet, nous avons vu que les axes latéraux de la partie supérieure du tronc ne s'accroissent plus, ou seulement de façon excessivement lente.

L'observation de la figure 15 amène à penser que les méristèmes latéraux subissent une inhibition de la part du sommet de l'arbre. Cette hypothèse se trouve pleinement confirmée par l'expérience de décapitation du tronc (fig. 20). Les phénomènes de dominance apicale, classiques chez les Phanérogames, et reconnus par ESPAGNAC (1963) diverse familles de Filicinées, (Gleichéniacées, Polypodiacées), existent donc également chez les fougères arborescentes.

Il est très remarquable de constater que, chaque fois qu'il est possible d'obtenir la levée de l'inhibition des méristèmes latéraux (fig. 19, 20, 22), on obtient en même temps la différenciation de ces méris tèmes. Cela démontre que ce sont les frondes fonctionnelles du tronc qui inhibent la croissance des méristèmes latéraux.

c) CONCLUSION DE L'ÉTUDE EXPÉRIMENTALE DES AXES LATÉRAUX :

Entre les frondes fonctionnelles du tronc et les méristèmes édificateurs des axes latéraux existent donc, chez *Cyathea manniana*, deux types de corrélation agissant à des distances différentes :

— des corrélations d'inhibition,

— des corrélations morphogénétiques.

— Dans un premier temps, au moment de leur initiation, les bourgeons hypophylles sont à proximité immédiate des frondes fonctionnelles, et se trouvent donc soumis simultanément à ces deux types de corrélation.

— Dans un deuxième temps, l'élévation en hauteur du tronc, en écartant les frondes inhibitrices, abolit progressivement les corrélations d'inhibition. Un premier seuil étant franchi, les bourgeons hypophylles entrent en croissance, mais, restant soumis aux corrélations morphogénétiques, ils donnent naissance aux stolons.

— Dans un troisième temps, la croissance en longueur des stolons vient s'ajouter à la croissance en hauteur du tronc : les corrélations morphogénétiques disparaissent à leur tour et, ce deuxième seuil étant franchi, les stolons se dédifférencient et assurent la reproduction végétative.

A tout moment de ce cycle, il est possible, en supprimant les frondes fonctionnelles du tronc, d'abolir *simultanément* les deux types de corrélation.

4. — RÉPARTITION DE CE DEUXIEME TYPE DE STRUCTURE PARMI LES FOUGERES ARBORESCENTES

a) Chez les Cyatheacées

Cyathea manniana Hooker. Les structures décrites ci-dessus font partie des caractéristiques stables de l'espèce .En effet, elles ont été vues et dessinées par N. Hallé dans la forêt de Bélinga (Gabon) en novembre 1964. Elles ont été vues également par le professeur R. Nozeran sur le mont Cameroun (com. verb. septembre 1965).

(Notons ici que l'autre fougère arborescente fréquente en Afrique occidentale, *C. camerooniana*, ne possède pas de stolons, et que sa taille modeste contraste avec les dimensions imposantes de *C. manniana.*)

Alsophila microdonta Desv. présente sensiblement la même architecture et les mêmes dimensions que *C. manniana*. En compagnie de R. Oldeman, botaniste de l'Orstom-Cayenne, nous avons observé cette très belle espèce dans les bas-fonds marécageux de la route de Saint-Jean à Saint-Laurent du Maroni, en Guyane française (Herbier F. Hallé, nº 1149, mars 1965). Nous remercions M. Kramer, d'Utrecht, spécialiste des fougères américaines, qui a bien voulu déterminer cette plante.

(Notons qu'il existe également en Guyane plusieurs espèces sans stolons. Herbier Oldeman, nº 1467, 1568, 1591, 1603, 1674, Muséum de Paris. Toutes sont de petites tailles.)

Alsophila aculeata. La figure donnée par Troll (1952) montre des ramifications basales différenciées, à géotropisme positif et à frondes réduites; mais il ne semble pas qu'elles fonctionnent comme stolons.

b) Chez les Dicksoniacées

Dicksonia squarrosa. Espèce néo-zélandaise fort bien décrite par Allan (1961). Le tronc dépasse 6 mètres de hauteur; il émet à sa base des rhizomes d'un mètre de longueur, ou plus, donnant naissance à des troncs secondaires formant un bosquet. (D'après le même auteur, les autres espèces néo-zélandaises de *Dicksonia*, beaucoup plus petites que *D. squarrosa*, ou même acaules, sont dépourvues de stolons).

D. — CONCLUSION GÉNÉRALE

Les fougères arborescentes semblent, du point de vue architectural se partager en deux groupes :

1. Fougères à ramifications latérales absentes, ou très peu développées, non différencées morphologiquement par rapport au tronc émetteur, et ne servant pas à la stabilisation de la plante en position verticale. Ces fougères n'ont qu'une reproduction végétative très réduite, voire nulle; stabilisées uniquement par leurs racines adventives, elles restent de petite taille.

2. Fougères à ramifications basales puissantes, jouant le double rôle d'échasses et de stolons. La stabilisation du tronc permet à ces espèces un grand développement en hauteur; la reproduction végétative est extrêmement efficace.

Dans un cas au moins (*C. manniana*), ces grandes possibilités de reproduction végétative coïncident avec une diminution de l'efficacité sexuelle. Cette observation est à comparer avec celles de CHIPP (1913) sur *Musanga*, et de DE WILDEMAN (1936) sur *Uapaca*. D'après ces auteurs ces deux arbres présentent à la fois un mode de reproduction végétative efficace par néoformation de bourgeons feuillés sur les échasses, et une perte plus ou moins complète de la reproduction sexuée.

Enfin, la nature manifestement caulinaire des échasses de *Cyathea* conduit à poser la question de la vraie nature des échasses, qui sont des caractéristiques majeures de l'architecture de nombreux arbres tropicaux.

BIBLIOGRAPHIE

ALLAN, H. H. — Flora of New-Zealand, 1. — *Dicksoniaceae* et *Cyatheaceae*. Ed. Owen Government Printer, Wellington (N. Z.) (1961).

ALSTON, A. H. G. — The ferns and fern-allies of West Tropical Africa. Supplement of the second edition of the FWTA, Millbank, London, England (1959).

CAMPBELL, D. H. — The evolution of the land plants (1940).

CHIPP, T. P. — The reproduction in *Musanga smithii*. Kew Bull. : 96 (1913).

COPELAND, E. B. — Genera filicum. Waltham, Mass. USA (1947).

CORNER, E. J. H. — The Durian theory. Ann. Bot. **13**, 52 : 367-414 (1949).

CHRISTENSEN, C. — *Filicinae* in Manual of Pteridology of Fr. Verdoorn, The Hague (1938).

DEGENER, O. — Plants of Hawaï National Park. Ed. Brothers, Ann Arbor, Michigan, USA (1945).

DE WILDEMAN, E. — Contribution à l'étude des espèces du genre *Uapaca*. (Euphorbiacées). Mém. Inst. Roy. Col. Belge, 4, 5 : 1-191 (1936).

DOBBIE, H. B. — A forest of forked tree-ferns. American Fern Journal **19** : 41-44 (1929).

— New-Zeland ferns, ed. 6, revised by CROOKES, Whitcombe et Tombs Ltd, (N.Z.) (1963).

EAMES, A. J. — Morphology of vascular plants : lower groups. Mc Graw-Hill Book Company, New-York (1936).

Espagnac, H. — Observations sur l'appareil végétatif de fougères leptosporangiées de Côte-d'Ivoire. Naturalia Monspeliensa **15** : 73-82 (1963).

— Transformation experimentale du fonctionnement du méristème terminal des stolons chez *Nephrolepis exaltata* Schott. C.R. Acad. Sci. Paris **260** : 5330-5331 (1965).

Guinochet, M. — Notions fondamentales de Botanique générale. Masson, Paris (1965).

Hallé, F. — Les stolons de la fougère arborescente *Cyathea manniana* Hooker. C. R. Acad. Sci. Paris **261** : 2935-2938 (1965).

Holttum, R.-E. — Plant life in Malaya. Longmans, London, Engl. (1961).

— *Cyatheaceae* in Flora Malesiana, sér. 2, **12** (1963).

Massart, J. — Recherches expérimentales sur la spécialisation et l'orientation des tiges dorsiventrales. Mém. Cl. Sci. **5** : 1-54 (1923).

Richards, P. V. — The tropical rain-forest. Cambridge, at the university press, Engl. (1964).

Schoute, J. C. — Eine neue Art der stammesbildung im Pflanzenreich (*Hemiletia crenulata Mett.*). Ann. Jard. Bot. Buitenz **20** : 198-207 (1906).

— Uber verästelte Baumfarne und die Verästelung der Pteropsida im Allgemeinen. Rec. trav. bot. Néerl. **11** : 95-193 (1914).

Tardieu-Blot, M. L. — Les Ptéridophytes de l'Afrique Intertropicale française. Mémoires de l'Ifan, n° 28, Dakar (1953).

— Flore du Gabon, Ptéridophytes, **8** (1964).

— Flore du Cameroun, Ptéridophytes, **3** (1964).

Troll, W. und Wetter, C. — Beiträge zur kenntnis der Rasikationsveshältnisse von Farnen. A. Uber Wuchsform un Wurzelbildung von *Asplenium nidus* L. (von W. Troll). Akad. Wiss. Lit. Abhand. Math. Natur. Kl. **1** : 3-84 (1952).